

UMA BASE ESTRUTURAL PARA A PROPRIEDADE DE ORIENTAÇÃO
SELETIVA NO CÔRTEX VISUAL

HOMERO MAURICIO SCHNEIDER



UNICAMP

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E CIÊNCIA DA COMPUTAÇÃO

CAMPINAS - SÃO PAULO
BRASIL

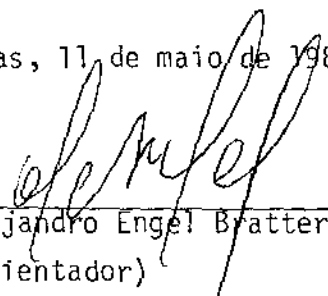
h58b

03/BC

UMA BASE ESTRUTURAL PARA A PROPRIEDADE DE ORIENTAÇÃO SELETIVA
NO CÔRTEX VISUAL

Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pelo Sr. HOMERO MAURICIO SCHNEIDER e aprovado pela Comissão Julgadora.

Campinas, 11 de maio de 1984.


Alejandro Engel Bratter
(Orientador)

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer ao DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA APLICADA, em particular, ao Professor ALEJANDRO ENGEL B. pela oportunidade que me deram para desenvolver este trabalho.

RESUMO

Foi proposto um modelo de estruturação de células do Núcleo Geniculado Lateral (NGL) para explicar a propriedade de orientação seletiva de células do Córtex Visual. Este modelo baseia-se na correlação dos padrões de impulsos de células do NGL de mesmo tipo funcional e campos receptivos deslocados relativamente. No desenvolvimento formal deste modelo foi utilizada a Teoria dos Conjuntos como recurso básico para a formalização dos aspectos funcionais e estruturais do modelo. Concluiu-se, matematicamente, que o modelo proposto é uma condição suficiente para ~~algumas~~ ^{algumas} das características da propriedade de orientação seletiva. Outras características desta propriedade são mostradas através da aplicação do modelo formal. Para esta aplicação é feita uma interpretação Neurofisiológica de certas características formais do modelo e o desenvolvimento de um método para correlacionar histogramas de células corticais com os de células do NGL.

ÍNDICE

	Página
1 - INTRODUÇÃO	1
2 - DESENVOLVIMENTO FORMAL	7
2.1. A Unidade Funcional do NGL	7
2.2. A Correlação Entre os Padrões de Impulsos	11
2.3. A Estruturação Funcional no NGL	17
3 - APLICAÇÕES	22
4 - DISCUSSÃO	34
5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36

1 - INTRODUÇÃO

Desde as descobertas de Kuffler (1953) sobre a organização funcional dos campos receptivos de células ganglionares na retina, o sistema visual tem sido extensivamente explorado através de métodos neurobiológicos. Como resultado destas pesquisas, temos hoje uma descrição surpreendente da organização do sistema visual. Entretanto, apesar destes conhecimentos, funcionalmente o sistema visual permanece relativamente desconhecido. Esta situação deve-se, em grande parte, a falta de recursos formais para abordar a estrutura funcional do sistema visual. Neste trabalho contribuiremos com o desenvolvimento de uma abordagem axiomática, para a formalização de certos aspectos funcionais locais do sistema visual, usando a Teoria dos Conjuntos como recurso básico. Antes de considerarmos especificamente o problema que abordaremos, serão introduzidas algumas noções gerais da organização do sistema visual. Começaremos com uma descrição sucinta do método experimental normalmente usado nas investigações neurofisiológicas.

A preparação experimental consiste no posicionamento de um animal anestesiado de frente para uma tela de projeção. Os olhos são fixos e direcionados sobre a tela. Por meio de um eletrodo, introduzido na região do sistema visual escolhido, é feito o registro da atividade celular. Através da

correlação entre as condições estimulatórias projetadas sobre a tela e a atividade celular, são estabelecidas as propriedades funcionais das células ao longo do sistema visual. Consideraremos apenas a atividade celular registrada na forma de descargas de impulsos.

Na figura 1 estão esquematizados os centros de processamento e as vias de informações do sistema visual até o nível do córtex. Na retina ocorrem a captação dos estímulos visuais e os primeiros processamentos das informações visuais. Da retina as informações visuais são enviadas, via o nervo e o tracto óptico, ao núcleo geniculado lateral (NGL). No NGL as informações visuais são retransmitidas, através da radiação óptica, ao córtex

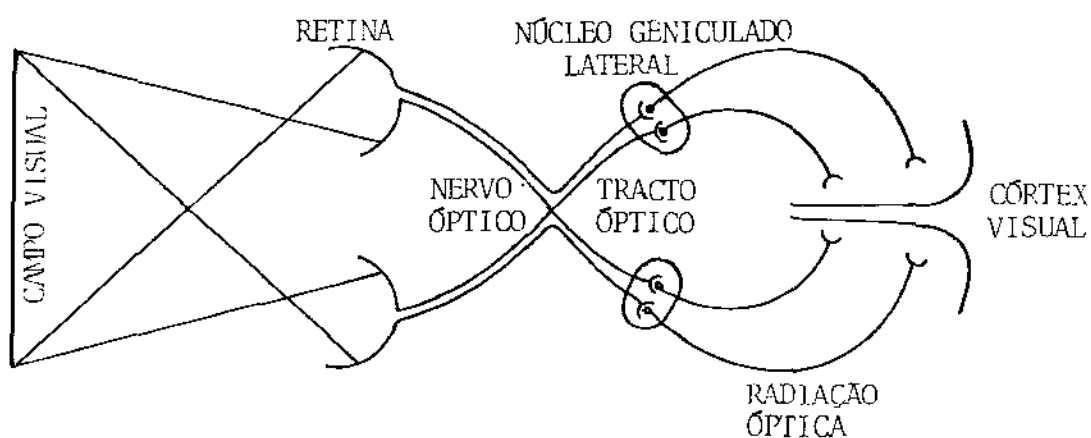


FIGURA 1. Diagrama da via visual.

tex visual, onde são novamente processadas. Especificamente, as vias de transmissão são constituídas pelos axônios de células dos centros de processamento. As conexões entre as células se dão através de sinapses, que são áreas da membrana celular especializadas na transmissão de sinais neuronais. As sinapses podem ser de dois tipos, excitatórias ou inibitórias. Nas sinapses excitatórias o efeito de um impulso é no sentido de aumentar a frequência de impulso da célula pós-sináptica, enquanto que nas inibitórias o efeito é no sentido contrário. O processamento das informações trans-

mitidas a uma célula, consiste na integração dos efeitos excitatórios e inibitórios. O resultado desta integração é expresso pela geração ou não de um impulso. Portanto, os impulsos enviados pelas células ganglionares da retina, através de seus axônios, atuam sobre as células do NGL por meio das sinapses. Após o processamento nestas células, os impulsos gerados são enviados às células corticais, que estão conectadas sinapticamente aos axônios das células do NGL. Uma propriedade importante das projeções dos axônios é a preservação da topografia dos centros de processamento, isto é, células vizinhas de um centro de processamento projetam seus axônios sobre células vizinhas do outro centro de processamento (Daniel e Whitteridge, 1961; Sanderson, 1971). A partir destas condições, não é surpreendente que cada célula ao longo do sistema visual possua um campo de influências, isto é, uma área na tela de projeções, sobre a qual as condições estimulatórias são capazes de influenciar a atividade celular. Este campo de influência em uma forma mais restrita é conhecido como campo receptivo (Derrington et al., 1979). Uma vez que as condições estimulatórias são correlacionadas com o nível da atividade celular, que no caso de padrões de impulsos é a frequência de impulsos, a organização do campo receptivo é dada basicamente em termos de regiões de excitação e de inibição (Hubel e Wiesel, 1959; Kuffler, 1953; Stevens e Gerstein, 1976). De uma maneira geral, as propriedades funcionais de uma célula são uma caracterização da função desta célula no processamento das informações visuais, a partir da correlação entre parâmetros estimulatórios sobre seu campo receptivo e a atividade celular.

No NGL, células das classes X e Y possuem tipicamente campos receptivos circulares, com uma área excitatória central concêntrica a uma área inibitória periférica, ou vice-versa. Estas células podem ainda serem classificadas de acordo com a sensibilidade cromática do campo receptivo, característica da atividade celular em resposta a certas condições estimulatórias, etc (Dreher et al., 1976; Marroco, 1976; Wiesel e Hubel, 1966). Entretanto, para nossos propósitos, será suficiente enfatizar a organização dos

campos receptivos quanto as suas regiões de excitação e inibição.

No nível cortical, consideraremos especificamente células do tipo simples bipartidas (Hubel e Wiesel, 1962). O campo receptivo destas células possuem, ao invés de regiões concêntricas, duas regiões, uma excitatória e outra inibitória, dispostas lado a lado. Esta transformação da organização dos campos receptivos entre células do NGL e do córtex está acompanhada de transformações funcionais significativas. Ao contrário das células do NGL, estas células possuem pouca ou nenhuma atividade espontânea, apresentam seletividade quanto a orientação do estímulo e muitas vezes mostram uma completa preferência quanto a direção de movimento das condições estimulatórias sobre seu campo receptivo. Neste trabalho trataremos da propriedade de orientação seletiva.

A orientação seletiva se caracteriza pelo fato de que células simples respondem com um aumento da frequência de impulsos, quando condições estimulatórias - tais como: uma borda reta formada pela justaposição de uma área clara e outra escura, fendas luminosas ou barras escuras - são movidas sobre o campo receptivo destas células em uma direção específica (Bishop et al., 1971). Mudando a direção de movimento, existe uma redução na frequência de impulsos, até que, em uma direção 90° em relação à direção de resposta máxima, a célula deixa de responder, isto é, o padrão de impulsos mantém as mesmas características da atividade espontânea (Henry et al., 1973; Shiller et al., 1976). Células simples, com seletividade quanto ao sentido de movimento dos estímulos, respondem preferencialmente a um dos sentidos da direção de movimento (Campbell et al., 1968). Células do NGL não apresentam estas características devido a simetria do campo receptivo. Sob as mesmas condições estimulatórias especificadas acima, estas células respondem da mesma forma, qualquer que seja a direção de movimento (Bullier et al., 1982).

Alguns modelos foram propostos para explicar estas propriedades.

O primeiro modelo proposto foi dado por Hubel e Weisel (1962). A conjectura deles é de que células simples estão conectadas diretamente a células do NGL através de sinapses excitatórias. A região excitatória da célula simples seria o resultado do alinhamento dos centros de um grupo de células do NGL, enquanto que a região inibitória formada pelas regiões inibitórias periféricas destas células. A seletividade estimulatória é explicada pelo formato alongado das regiões excitatórias e inibitórias devido ao alinhamento das células do NGL. Este modelo tem sido criticado com base em dados experimentais obtidos desde então (Lee et al., 1977; Silito et al., 1980).

No modelo de Bishop et al. (1971) é proposta uma estruturação neuronal para células do tipo simples, com seletividade quanto ao sentido do movimento de estímulos. Basicamente, este modelo consiste na disposição dos campos receptivos de quatro grupos de células do NGL, do mesmo tipo funcional, sequencialmente ao longo de uma direção. A propriedade de orientação seletiva é o resultado das ações inibitória, desinibitória, excitatória e inibitória, de cada um dos grupos celulares, respectivamente, conforme as condições estimulatórias. A ação excitatória é feita diretamente sobre a célula cortical, enquanto que, as ações inibitória e desinibitória indiretamente através de células corticais intermediárias. A desinibição corresponde a uma inibição das células inibitórias. Este modelo possui algumas características básicas em comum com o modelo que desenvolveremos nos capítulos subsequentes.

Outro modelo que mencionaremos, foi proposto por Marr e Hildreth (1980), baseado em uma teoria computacional de detecção de bordas. Este modelo é inconsistente com novos dados experimentais (Shiller, 1982).

No próximo capítulo desenvolveremos a parte formal do modelo que proporemos. Na secção 2.1, definiremos a unidade funcional do NGL, que representa as propriedades funcionais de uma célula genérica do NGL. Na secção 2.2, introduziremos a relação de similaridade entre os padrões de impulsos da

unidade funcional. Esta relação é a idéia fundamental para a concepção de estruturações de unidades do NGL, que definiremos na secção 2.3. Ainda nesta secção, daremos uma demonstração parcial da propriedade de orientação seletiva destas estruturações. Nas aplicações do capítulo 3, mostraremos que o modelo de estruturação, que proporemos neste capítulo, representa uma base estrutural para a propriedade de orientação seletiva das células corticais do tipo simples. No capítulo 4, faremos uma breve discussão a respeito da aplicabilidade e generalidade do modelo proposto.

2 - DESENVOLVIMENTO FORMAL

2.1. A Unidade Funcional do NGL

O estímulo visual pode ser definido em termos da distribuição luminosa sobre um plano P que intercepta os raios luminosos que incidem sobre a retina. Este plano substituirá a tela de projeção mencionada na introdução. Por uma distribuição luminosa sobre P em um dado instante t , entendemos uma descrição φ da densidade espectral de energia sobre o plano P no instante t . Designaremos por Φ o conjunto de todas estas descrições. Assim, as condições estimulatórias sobre P durante um intervalo de tempo I poderão ser especificadas associando-se a cada $t \in I$ uma descrição $\varphi \in \Phi$. Então, seja \mathbb{R} o conjunto dos números reais. Um estímulo visual é uma função s de \mathbb{R} em Φ , tal que, para cada $t \in \mathbb{R}$, $s(t)$ representa uma descrição da distribuição luminosa sobre P . Denominaremos o conjunto dos estímulos visuais pelo símbolo \mathcal{S} .

A seguir, introduziremos uma operação de composição em \mathcal{S} . Começaremos definindo a restrição de um estímulo a um subconjunto não vazio A de P . Dado um estímulo s , a restrição de s ao conjunto A é uma função $s|_A$, tal que, para todo $t \in \mathbb{R}$, $s|_A(t) = s(t)|_A$, onde $s(t)|_A$ é a descrição da distribuição luminosa dada por $s(t)$ restrita ao conjunto A . Agora, sejam s' e s'' dois elementos quaisquer de \mathcal{S} . Definiremos a composição de s' e s'' em relação ao

conjunto A como sendo o estímulo (s', s'', A) , tal que, $(s', s'', A)|A = s'|A$ e $(s', s'', A)|P - A = s''|P - A$, onde $P - A$ é o complemento de A em P .

Consideraremos uma resposta como o padrão de descarga de impulsos de uma célula em correlação com as condições estimulatórias. Para simplificar, admitiremos que a ocorrência de um impulso pode ser determinada exatamente e que qualquer dois impulsos são indiscrimináveis entre si. Por outro lado, considerando-se que a atividade de impulsos de uma célula está associada com as condições estimulatórias durante um intervalo finito, da definição de estímulo visual, segue que a atividade celular deverá ser especificada sobre todo \mathbb{R} . Nestas condições, o padrão de impulsos de uma resposta poderá ser representado por uma função característica r_X , onde o conjunto característico X especifica todos os tempos nos quais ocorreram impulsos. Agora, seja \mathcal{R}' o conjunto de todas as funções características r_X , tais que, o conjunto característico X satisfaz a seguinte condição: para quaisquer $t', t'' \in X$, se $t' \neq t''$ então $|t' - t''| > \lambda$, onde a constante λ corresponde ao período refratário absoluto. Então, para qualquer padrão de impulsos existe um elemento de \mathcal{R}' que representa este padrão. Portanto, uma resposta é uma função característica de \mathcal{R}' .

A fim de definirmos a característica funcional de uma célula, observaremos dois aspectos associados ao processo de geração de impulsos. Por um lado, considerando-se as propriedades funcionais desta célula, o padrão de impulsos de uma resposta será considerado uma função das condições estimulatórias. Por outro lado, devido aos fatores de natureza probabilística responsáveis pela variabilidade dos padrões de impulsos (Barlow, 1964; Barlow e Levick, 1969), consideraremos a resposta como um evento probabilístico. Para ilustrar a superposição dos aspectos funcional e probabilístico dos padrões de impulsos, a figura 2 mostra uma sequência de padrões obtidos de uma célula ganglionar, pela repetição das mesmas condições estimulatórias. Levando-se em conta estes dois aspectos de uma resposta, definiremos a caracte-

terística funcional como uma função que para cada estímulo especifica um conjunto de possibilidades em \mathcal{R}' . Portanto, seja $\mathcal{P}(\mathcal{R}')$ o conjunto de todos os subconjuntos de \mathcal{R}' . A característica funcional de uma célula do NGL é uma função \mathcal{F} de \mathcal{S} em $\mathcal{P}(\mathcal{R}')$, tal que, para todo $s \in \mathcal{S}$, $\mathcal{F}(s)$ é o conjunto de todos os padrões de impulsos que podem ser gerados pela célula com relação às condições estimulatórias dadas pelo estímulo s .

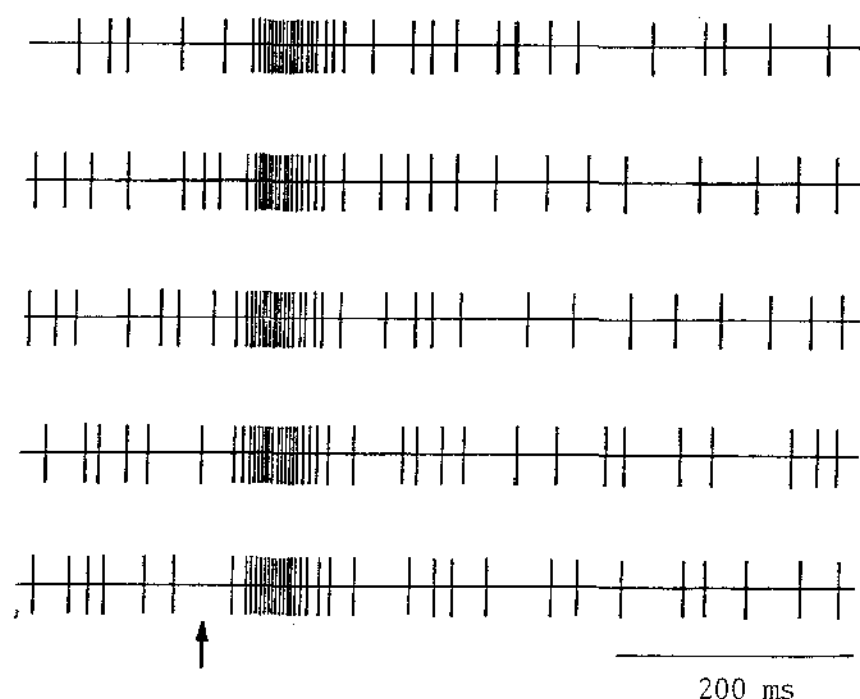


FIGURA 2. Variação dos padrões de impulsos de respostas com a repetição das condições estimulatórias. A seta indica o momento da ocorrência de um flash de luz de 2 ms de duração. [Baseado na figura 8 de Levick e Zackas (1970)].

Para definir o campo receptivo de uma célula vamos, inicialmente, ver o que se entende por domínio de influência. Um subconjunto não vazio D de P é um domínio de influência de uma célula com característica funcional \mathcal{F} se e somente se, para quaisquer dois estímulos s' e s'' , se $s'|_D = s''|_D$ então $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$. É fácil de se ver que o plano P satisfaz esta condição qualquer que seja \mathcal{F} . Portanto, P é um domínio de influência para qualquer célula do NGL. Definiremos o campo receptivo de uma célula do NGL como sendo o

conjunto de todos os seus domínios de influência. Note que, se D é um domínio de influência então as condições estimulatórias sobre o conjunto complementar de D não tem qualquer influência sobre a atividade da célula correspondente. Consequentemente, a restrição de um estímulo a qualquer um dos domínios de influência desta célula será suficiente para especificar o conjunto de respostas possíveis da célula ao estímulo dado.

Nas proposições que se seguem consideraremos duas propriedades dos campos receptivos com relação à intersecção de seus elementos. \mathcal{F} e \mathcal{C} representarão a característica funcional e o campo receptivo, respectivamente, de uma mesma célula.

Proposição 1. \mathcal{F} é uma função constante se e somente se existem D e G pertencentes a \mathcal{C} tal que a intersecção $D \cap G$ é vazia.

Demonstração. Seja \mathcal{F} uma função constante. Então, dados $s', s'' \in \mathcal{S}$, temos que $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$. Nestas condições, qualquer subconjunto de P satisfaz a condição de domínio de influência para esta célula. Portanto sejam A e $P - A$ dois conjuntos complementares não vazios. Então A e $P - A$ pertencem a \mathcal{C} e $A \cap P - A = \emptyset$, o que demonstra a primeira parte da proposição. Suponhamos, agora, que a intersecção $D \cap G$ é vazia. Dados dois estímulos quaisquer s' e s'' , $s = (s', s'', D)$ é por definição, tal que, $s|D = s'|D$ e $s|P - D = s''|P - D$. Desta última igualdade e do fato que $G \subset P - D$ segue que $s|G = s''|G$. Como D e G são domínios de influência temos que $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s')$ e $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s'')$. Portanto, $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$. Como s' e s'' são estímulos arbitrários, concluímos que \mathcal{F} é constante.

Células com característica funcional constante não tem nenhuma função processual, e portanto, suporemos que \mathcal{F} não é constante.

Proposição 2. Sejam D e G dois elementos de \mathcal{C} . Então a intersecção $D \cap G$ pertence a \mathcal{C} .

Demonstração. Sejam s' e s'' dois estímulos, tais que, $s'|D \cap G = s''|D \cap G$. Nestas condições, o estímulo s definido por (s', s'', D) também poderá ser expresso por $(s'', s', G \cup (P - D))$. Da primeira destas expressões, temos por definição que $s|D = s'|D$. Da segunda delas, temos que $s|G \cup (P - D) = s''|G \cup (P - D)$ e consequentemente $s|G = s''|G$. Como D e G pertencem a \mathcal{C} , segue que $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$. Portanto, a intersecção $D \cap G$ também é um domínio de influência pertencente a \mathcal{C} .

Para concluir esta secção, observaremos ainda, que se G é um subconjunto de P que contém algum $D \in \mathcal{C}$ então $G \in \mathcal{C}$.

2.2. A Correlação Entre os Padrões de Impulsos

De acordo com a secção anterior, células do NGL podem ser especificadas através de seu campo receptivo \mathcal{C} e de sua característica funcional \mathcal{F} . Nas considerações que se seguirão, focalizaremos uma célula arbitrária do NGL que será identificada através do par $f = (\mathcal{C}, \mathcal{F})$. Nos referiremos a esta célula por unidade f , ou simplesmente por f . O espaço de resposta desta unidade será dado pelo conjunto $\mathcal{R} = \bigcup_{s \in \mathcal{S}} \mathcal{F}(s)$. Reservaremos o termo 'resposta' para designar os elementos deste conjunto.

Usando o campo receptivo e a característica funcional da unidade f , podemos formular, mais especificamente, que uma resposta de f é uma função das condições estimulatórias sobre qualquer um de seus domínios de influência. Em outras palavras, diremos que uma resposta de f é a caracterização das condições estimulatórias sobre \mathcal{C} , de acordo com a característica funcional \mathcal{F} desta unidade. Conforme esta última formulação, para cada estímulo s , as condições estimulatórias dadas por s sobre um domínio de influência D de f , possui as mesmas características estimulatórias qualquer que seja $D \in \mathcal{C}$. Entretanto, esta caracterização diz respeito apenas às condições estimulatórias que influem na atividade da unidade f . Assim, as condições estimulatórias sobre o complemento $P - D$ de qualquer $D \in \mathcal{C}$,

não participam desta caracterização. Além disto, se s' e s'' são estímulos para os quais $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$ então, para todo $D \in \mathcal{C}$, as restrições $s'|_D$ e $s''|_D$ possuem as mesmas características estimulatórias. Isto porém, não implica que $s'|_D = s''|_D$ para algum $D \in \mathcal{C}$. Agora, uma vez que, para todo $r_X \in \mathcal{F}(s)$, r_X caracteriza as mesmas condições estimulatórias dadas por s , diremos que qualquer duas respostas em $\mathcal{F}(s)$ são similares entre si. Neste caso, podemos definir uma relação de similaridade em \mathcal{R} da seguinte forma: duas respostas r_X e r_Y são similares se e somente se existe um estímulo s , tal que, $r_X, r_Y \in \mathcal{F}(s)$. Se as respostas r_X e r_Y não são similares, diremos que são dissimilares. Usaremos as notações $r_X \sim r_Y$ e $r_X \nmid r_Y$ para designar, respectivamente, a similaridade ou dissimilaridade destas respostas. Obviamente que a relação de similaridade é reflexiva e simétrica sobre \mathcal{R} . Além disto, para todo $s \in \mathcal{S}$, esta relação é transitiva sobre $\mathcal{F}(s)$. Quanto a transitividade da relação de similaridade sobre \mathcal{R} faremos a seguinte afirmação.

Suposição 1. Seja \mathcal{A} o conjunto de todos os subconjuntos de \mathcal{R} sobre os quais a relação de similaridade é transitiva. Então, $A \subset \mathcal{R}$ é maximal em \mathcal{A} se e somente se existe $s \in \mathcal{S}$, tal que, $A = \mathcal{F}(s)$.

Um conjunto em \mathcal{A} é maximal se e somente se não está contido propriamente em nenhum outro conjunto de \mathcal{A} . Consequentemente, dados dois estímulos s' e s'' , se $\mathcal{F}(s') \subset \mathcal{F}(s'')$ então $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$, ou ainda, se $\mathcal{F}(s') \neq \mathcal{F}(s'')$ então existe $r_X, r_Y \in \mathcal{F}(s') \cup \mathcal{F}(s'')$, tal que, $r_X \nmid r_Y$.

Note que similaridade diz respeito às respostas como um todo. Características particulares entre os padrões de duas respostas dissimilares são inacessíveis com esta definição. Entretanto, é possível estender a definição de similaridade de forma que poderemos comparar duas respostas com relação a padrões de impulsos destas respostas limitados a intervalos finitos. Para isto, vamos primeiro introduzir as seguintes definições. Seja $I \subset \mathbb{R}$ um intervalo qualquer, a restrição de uma resposta r_X ao intervalo I será defi-

nida por $r_X|I = r_X(t)$ para $t \in I$. Observe que a restrição $r_X|I$ especifica um padrão de impulsos de comprimento I . Por outro lado, dado uma restrição $r_X|I$, diremos que $r_U \in \mathcal{R}$ é uma extensão de $r_X|I$ se e somente se $r_X(t) = r_U(t)$ para $t \in I$, ou seja, se e somente se o padrão de impulsos definido pela restrição $r_X|I$ está contido em r_U sobre o intervalo $I \subset \mathbb{R}$. Definiremos agora, a similaridade de duas respostas r_X e r_Y com relação a um intervalo qualquer. Seja I um intervalo contido em \mathbb{R} . As restrições $r_X|I$ e $r_Y|I$ são similares se e somente se existem extensões r_U e r_V de $r_X|I$ e $r_Y|I$, respectivamente, tal que $r_U \sim r_V$. Portanto, para que os padrões de impulsos especificados pelas restrições $r_X|I$ e $r_Y|I$ sejam similares é necessário que estes padrões estejam contidos, respectivamente, em duas respostas similares r_U e r_V sobre o intervalo I . No que segue, usaremos as mesmas notações introduzidas para expressar a similaridade e dissimilaridade de duas respostas com relação às restrições de respostas.

A similaridade entre padrões de impulsos de mesmo comprimento deve depender apenas da existência destes padrões em posições correspondentes sobre respostas similares. Neste caso, a condição de similaridade, na definição acima, pode parecer restrita quanto a sua generalidade. Entretanto, observaremos que se r_U é uma resposta possível da unidade f a um estímulo s então r_U' , definido por $r_U'(t) = r_U(t + l)$, $l \in \mathbb{R}$, será uma resposta possível desta unidade ao estímulo s' definido por $s'(t) = s(t + l)$. Consequentemente, se r_U' e r_V' são respostas similares, tais que, para algum intervalo J , as restrições $r_U'|J$ e $r_V'|J$ especificam os mesmos padrões de impulsos que $r_X|I$ e $r_Y|I$, respectivamente, então existem respostas r_U e r_V satisfazendo a condição de similaridade entre as restrições $r_X|I$ e $r_Y|I$.

Considerando-se a similaridade de duas respostas quaisquer, com relação a intervalos de comprimento menor do que o período refratário absoluto, apenas os fatores de natureza aleatória das respostas serão evidenciados. Consequentemente, restrições especificadas por estes intervalos sempre

serão similares. Para justificar estas afirmações, considere um intervalo I , tal que, $|I| < \lambda$. Da definição de λ , segue que o padrão de impulsos especificado por cada restrição poderá conter no máximo um impulso, em algum $t \in I$. Condições deste tipo são puramente probabilísticas sob certas condições estimulatórias, como por exemplo, durante o registro da atividade espontânea, e portanto sempre existirão respostas similares satisfazendo as condições especificadas pelas restrições com relação a I .

Por outro lado, considerando-se restrições com relação a intervalos suficientemente grandes, os fatores determinantes da similaridade ou dissimilaridade destas restrições serão as características dos padrões de impulsos que são função das condições estimulatórias. Quanto a isto, admitiremos que se duas respostas são similares sobre qualquer intervalo suficientemente grande, então estas respostas poderão ser atribuídas a um mesmo estímulo. Formalizaremos esta suposição da seguinte forma.

Suposição 2. Dadas duas respostas r_X e r_Y , se para todo intervalo finito $I \subset \mathbb{R}$, $r_X|I \sim r_Y|I$ então $r_X \sim r_Y$.

Obviamente que se duas respostas são similares então qualquer par de restrições correspondentes destas respostas serão similares. Portanto, temos que para duas respostas quaisquer r_X e r_Y , $r_X \sim r_Y$ se e somente se, para todo intervalo finito $I \subset \mathbb{R}$, $r_X|I \sim r_Y|I$. Assim, se r_X e r_Y são duas respostas dissimilares então existe um intervalo finito I , tal que, $r_X|I \not\sim r_Y|I$. Observaremos ainda, que se $r_X|I \not\sim r_Y|I$ então, para todo intervalo J que contém I , $r_X|J \not\sim r_Y|J$. Daqui por diante, a menos de referência explícita ao contrário, consideraremos somente restrições com relação a intervalos fechados.

No desenvolvimento que se segue, fixaremos duas respostas r_X e r_Y e suporemos que estas respostas são dissimilares. Designaremos por \mathcal{J} o conjunto de todos os intervalos fechados sobre os quais r_X e r_Y são dissimila-

res. Das observações que fizemos no parágrafo anterior, segue que \mathcal{J} é um conjunto não vazio e que, se $I \in \mathcal{J}$ então todo intervalo $J \subset \mathbb{R}$, tal que, $J \supset I$, também pertence a \mathcal{J} . Diremos que um subconjunto \mathcal{E} de \mathcal{J} é um encaixe de intervalos se, para qualquer dois intervalos $J, K \in \mathcal{E}$, uma das seguintes condições é satisfeita: $J \subset K$ ou $J \supset K$. Pelo Princípio Maximal de Hausdorff, para todo encaixe $\mathcal{E} \subset \mathcal{J}$ existe um encaixe maximal \mathcal{E}' de \mathcal{J} que contém \mathcal{E} , ou seja, \mathcal{E}' é tal que, se $\mathcal{E} \supset \mathcal{E}'$ então $\mathcal{E} = \mathcal{E}'$. Antes de mostrarmos que todo encaixe maximal de \mathcal{J} define um intervalo minimal em \mathcal{J} , isto é, um intervalo $I \in \mathcal{J}$, tal que, se $I \supset J$, para algum $J \in \mathcal{J}$, então $I = J$, demonstraremos o seguinte lema.

Lema 1. Seja $I = [a, b]$ um intervalo qualquer. Se $r_X|I \sim r_Y|I$ então existe um intervalo aberto J contendo I , tal que, $r_X|J \sim r_Y|J$.

Demonstração. Sejam r_U e r_V duas extensões similares das restrições $r_X|I$ e $r_Y|I$, respectivamente. O conjunto A definido pela intersecção do intervalo aberto $(a - \lambda, a)$ com a união dos conjuntos característicos X, Y, U e V , possui no máximo quatro elementos. Isto porque, cada uma das respostas r_X, r_Y, r_U e r_V poderá conter no máximo um impulso durante o intervalo $(a - \lambda, a)$, onde λ é o período refratário absoluto. Da mesma forma, o conjunto B definido pela intersecção $(b, b + \lambda) \cap (X \cup Y \cup U \cup V)$ contém no máximo quatro elementos. Agora, sejam a' e b' definidos por: $a' = \min \{|a - x| \mid x \in A\}$ se $A \neq \emptyset$ ou então $a' = \lambda$ se $A = \emptyset$; b' é obtido substituindo-se a e A por b e B , respectivamente, nestas expressões. Então, o intervalo aberto $J = (a - a', b + b')$ contém I e é tal que, para todo $t \in J$, $r_X(t) = r_U(t)$ e $r_Y(t) = r_V(t)$. Consequentemente, $r_X|J \sim r_Y|J$.

Proposição 3. Seja \mathcal{E}' um encaixe maximal de intervalos em \mathcal{J} . Então $I = \bigcap_{J \in \mathcal{E}'} J$ é um intervalo minimal em \mathcal{J} .

Demonstração. Como a intersecção de intervalos fechados é um intervalo fechado, temos que $I = \bigcap_{J \in \mathcal{E}'} J$ é um intervalo fechado. Da definição de encaixe e da

condição $|J| \geq \lambda$ para todo $J \in \mathcal{J}$, segue que $|I| \geq \lambda$. Supondo-se que $r_X|I \sim r_Y|I$, pelo lema 1, existe um intervalo aberto J contendo I tal que $r_X|J \sim r_Y|J$. Mas neste caso, pode ser demonstrado que J também contém algum intervalo $L \in \mathcal{E}'$. Isto implica que $r_X|L \sim r_Y|L$, o que é uma contradição. Consequentemente, I deve pertencer a \mathcal{J} . Da definição de encaixe maximal e da definição de I , segue que I é um intervalo minimal em \mathcal{J} .

Agora, seja \mathcal{D} o conjunto de todos os intervalos minimais de \mathcal{J} . Como veremos a seguir, o conjunto \mathcal{D} dá uma descrição da dissimilaridade entre as respostas r_X e r_Y . Seja I um intervalo pertencente a \mathcal{D} . Pelo fato de que $I \in \mathcal{J}$, temos que $r_X|I \sim r_Y|I$. Por outro lado, pela propriedade de ser minimal em \mathcal{J} , para qualquer $J \subset I$, $r_X|J \not\sim r_Y|J$, ou seja, qualquer restrição adicional dos padrões de impulsos especificados pelo intervalo I sobre as respostas r_X e r_Y resulta em padrões de impulsos que são similares. Devido a estas condições, concluímos que o intervalo minimal I especifica sobre r_X e r_Y um par de padrões dissimilares elementar. Diremos simplesmente que I especifica uma dissimilaridade entre r_X e r_Y . Assim, \mathcal{D} é o conjunto que especifica todas as dissimilaridades entre as respostas r_X e r_Y . Outra caracterização dos intervalos minimais diz respeito ao comprimento destes intervalos. Sejam I e J dois intervalos de \mathcal{D} , tais que, $|I| < |J|$. Como qualquer intervalo L contido em J e tal que $|L| = |I|$ especifica padrões de impulsos similares, devemos concluir que a dissimilaridade entre os padrões de impulsos de r_X e r_Y sobre I é maior do que sobre J . Portanto, interpretaremos o comprimento de um intervalo $I \in \mathcal{D}$ como uma medida do grau de dissimilaridade dos padrões de impulsos das respostas r_X e r_Y sobre este intervalo. Quanto menor for o comprimento do intervalo I , maior será o grau de dissimilaridade dos padrões de impulsos especificados por este intervalo sobre r_X e r_Y .

Em geral, designaremos por $\mathcal{D}(r_X, r_Y)$ o conjunto de intervalos minimais das respostas r_X e r_Y . Obviamente que se r_X e r_Y forem respostas similares, $\mathcal{D}(r_X, r_Y)$ é um conjunto vazio. $\mathcal{D}(A, B)$ representará o conjunto

$\{\mathcal{D}(r_X, r_Y) \mid (r_X, r_Y) \in A \times B\}$, onde A e B são dois subconjuntos não vazios de \mathcal{R} .

2.3. A Estruturação Funcional no NGL

Seja T uma transformação bicontínua de P em P . Para cada $s \in \mathcal{S}$, designaremos por s_T o estímulo resultante da aplicação da transformação T sobre P , ou seja, $s_T| \{p\} = s| \{T(p)\}$ para todo $p \in P$. Dadas duas unidades $f = (\mathcal{C}, \mathcal{F})$ e $f' = (\mathcal{C}', \mathcal{F}')$ do NGL, diremos que f' é T -equivalente a f se e somente se existe uma transformação bicontínua T , tal que, $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}'(s_T)$ para todo $s \in \mathcal{S}$. Podemos mostrar que os campos receptivos destas unidades também estão relacionados pela transformação T . Observe que a transformação inversa T^{-1} de T também é bicontínua. Além disto, a composição de T e T^{-1} é uma transformação identidade.

Proposição 4. Os campos receptivos das unidades f e f' são tais que $\mathcal{C}' = \{T(D) \mid D \in \mathcal{C}\}$.

Demonstração. Sejam $s, s' \in \mathcal{S}$, tais que, $s|T(D) = s'|T(D)$ para $D \in \mathcal{C}$. Da observação acima, segue que $s|T(D) = s'|T(D)$ se e somente se $s_{T^{-1}}|D = s'_{T^{-1}}|D$. Uma vez que $D \in \mathcal{C}$, esta última igualdade implica que $\mathcal{F}(s_{T^{-1}}) = \mathcal{F}(s'_{T^{-1}})$. Usando a T -equivalência entre f' e f , obtemos que $\mathcal{F}'(s) = \mathcal{F}(s_{T^{-1}}) = \mathcal{F}(s'_{T^{-1}}) = \mathcal{F}'(s')$, e portanto, $T(D) \in \mathcal{C}'$. Agora, demonstraremos que para todo $G \in \mathcal{C}'$ existe $D \in \mathcal{C}$, tal que, $G = T(D)$. Para isto, basta mostrar que se $G \in \mathcal{C}'$ então $T^{-1}(G) \in \mathcal{C}$. Sejam $s, s' \in \mathcal{S}$, tais que, $s|T^{-1}(G) = s'|T^{-1}(G)$. Porém, $s|T^{-1}(G) = s'|T^{-1}(G)$ se e somente se $s_T|G = s'_T|G$. Por um raciocínio análogo ao que fizemos a pouco obteremos que $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}'(s_T) = \mathcal{F}'(s'_T) = \mathcal{F}(s')$. Portanto, $T^{-1}(G) \in \mathcal{C}$, o que completa a demonstração da proposição.

Daqui por diante, T designará uma translação do plano P , definida por um vetor \vec{v} em P . Nestas condições, os campos receptivos das unidades f e f' são tais que, para todo $G \in \mathcal{C}'$ existe um $D \in \mathcal{C}$, tal que, G coincide com o deslocamento de D na direção \vec{v} , a uma distância $|\vec{v}|$. Além disto, pelo fato

de que, para todo $s \in \mathcal{S}$, $s|D$ e $s_T|T(D)$ representam as mesmas condições estimulatórias com relação às unidades f e f' , respectivamente, e da igualdade $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s_T)$, concluímos que f e f' possuem as mesmas características funcionais. Portanto, f e f' são duas unidades equivalentes a menos de um deslocamento \vec{v} entre seus campos receptivos. Suporemos explicitamente que $|\vec{v}| \neq 0$, uma vez que para $|\vec{v}| = 0$, $\mathcal{C} = \mathcal{C}'$ e consequentemente $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s)$ para todo $s \in \mathcal{S}$. Isto implicaria que, em termos de similaridade entre as respostas das unidades f e f' , estas unidades seriam indiscrimináveis. Agora, como para qualquer estímulo s , $s_T \in \mathcal{S}$, temos que, para todo estímulo s existe $s' \in \mathcal{S}$, tal que, $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}(s')$. Portanto, o espaço de respostas \mathcal{R} é o mesmo para ambas as unidades, bem como as relações de similaridade definidas sobre \mathcal{R} . Consequentemente, será possível aplicar o desenvolvimento da secção anterior conjuntamente com relação às unidades f e f' .

Como veremos, uma condição suficiente para que exista algum estímulo para o qual as unidades f e f' possam eventualmente ter respostas dissimilares, é a existência de domínios de influência que não são comuns a ambas as unidades. Esta condição pode ser garantida, supondo-se que todo campo receptivo tem pelo menos um domínio de influência limitado. Diremos que um subconjunto A de P é limitado, se A pode ser circunscrito por um círculo de raio finito, sobre P .

Suposição 3. Qualquer unidade do NGL possui um domínio de influência limitado.

Proposição 5. Os conjuntos \mathcal{C} e \mathcal{C}' são diferentes.

Demonstração. Vamos supor que $\mathcal{C} = \mathcal{C}'$. Como $\mathcal{C}' = \{T(D) | D \in \mathcal{C}\}$, segue que, para todo $D \in \mathcal{C}$, $T(D) \in \mathcal{C}$. Agora, seja $G \in \mathcal{C}$ um domínio de influência limitado. Então $G, T(G) \in \mathcal{C}$ e pela proposição 2 a intersecção $G_1 = G \cap T(G)$ também pertencente a \mathcal{C} . Da mesma forma $G_2 = G \cap T(G_1) \in \mathcal{C}$. Este procedimento pode ser repetido indefinidamente. Entretanto, como G é limitado por um círculo σ e

para a iteração de ordem m , $G_m = G \cap T(G_{m-1})$ também deverá estar circunscrito por um círculo c' definido pelo deslocamento de c a uma distância $|m|\vec{v}$ na direção \vec{v} , após um número finito de iterações obteremos uma intersecção vazia. Pela proposição 1, \mathcal{F} é constante, ao contrário do que supomos. Logo, $\mathcal{C} \neq \mathcal{C}'$.

Com os argumentos desta demonstração pode ser mostrado que a desigualdade $\mathcal{C} \neq \mathcal{C}'$ deve-se ao fato de que cada campo receptivo contém elementos que não pertencem ao outro.

Proposição 6. Existe um estímulo s para o qual $\mathcal{F}(s) \neq \mathcal{F}'(s)$.

Demonstração. Vamos supor que, para todo $s \in \mathcal{S}$, $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}'(s)$. Agora, sejam $s', s'' \in \mathcal{S}$, tal que, $s'|D = s''|D$ para $D \in \mathcal{C}$. Da definição de domínio de influência e da suposição inicial, segue que $\mathcal{F}'(s') = \mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'') = \mathcal{F}'(s'')$. Isto implica que D também pertence a \mathcal{C}' . Consequentemente, $\mathcal{C} \subset \mathcal{C}'$. Permutando-se \mathcal{C} e \mathcal{C}' no que está acima, obteremos que $\mathcal{C}' \subset \mathcal{C}$. Portanto, segue que $\mathcal{C} = \mathcal{C}'$, em contradição com a proposição anterior. Logo, a hipótese inicial é absurda.

Como consequência da suposição 1, $\mathcal{F}(s) \neq \mathcal{F}'(s)$ implica que existe um par de respostas $(r_X, r_Y) \in \mathcal{F}(s) \times \mathcal{F}'(s)$, tal que, $r_X \neq r_Y$. Por outro lado, esta desigualdade deve-se ao fato de que com o deslocamento dos campos receptivos, as características estimulatórias do estímulo s em relação às unidades f e f' não são as mesmas, isto é, para todo $D \in \mathcal{C}$, $s|D$ e $s|T(D)$ não possuem as mesmas características estimulatórias de acordo com a característica funcional destas unidades. Portanto, concluímos que o deslocamento entre os campos receptivos \mathcal{C} e \mathcal{C}' é uma condição necessária e suficiente para a existência de dissimilaridades entre as respostas das unidades f e f' . Com esta conclusão, estamos viabilizando a formulação de uma estrutura funcional (f, f') composta pelas unidades f e f' . A base lógica desta estruturação está fundamentada na correlação entre os padrões de impulsos das unidades f e f' , e portanto, consideraremos suas propriedades nestes termos.

Começaremos observando que, dado um estímulo s , a resposta de (f, f') ao estímulo s é um par de respostas $(r_x, r_y) \in \mathcal{F}(s) \times \mathcal{F}'(s)$. Neste caso, $\mathcal{F}(s) \times \mathcal{F}'(s)$ representará o conjunto de todas as respostas possíveis desta estrutura ao estímulo s . Diremos que um subconjunto H de P é um domínio de influência para (f, f') se e somente se, para todo $s', s'' \in \mathcal{S}$, se $s'|_H = s''|_H$ então $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s'), \mathcal{F}'(s')) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(s''), \mathcal{F}'(s''))$. Designaremos por \mathcal{K} o campo receptivo da estrutura funcional (f, f') . A seguinte proposição estabelecerá a relação entre \mathcal{K} e os campos receptivos das unidades componentes.

Proposição 7. Se D e G são domínios de influência das unidades f e f' , respectivamente, então $D \cup G \in \mathcal{K}$.

Demonstração. Sejam s' e s'' estímulos tais que $s'|_{D \cup G} = s''|_{D \cup G}$. Como D está contido em $D \cup G$, $s'|_D = s''|_D$ e portanto $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$. Fazendo o mesmo para G obteremos que $\mathcal{F}'(s') = \mathcal{F}'(s'')$. Consequentemente, $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s'), \mathcal{F}'(s')) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(s''), \mathcal{F}'(s''))$, o que demonstra a proposição.

Portanto, o conjunto $\mathcal{L} = \{D \cup G | (D, G) \in \mathcal{C} \times \mathcal{C}'\}$ está contido em \mathcal{K} . Por outro lado, se s' e s'' forem tais que $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}'(s')$ e $\mathcal{F}(s'') = \mathcal{F}'(s'')$ então $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s'), \mathcal{F}'(s')) = \mathcal{D}(\mathcal{F}(s''), \mathcal{F}'(s''))$. Entretanto, isto não implica em $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}(s'')$ ou $\mathcal{F}'(s') = \mathcal{F}'(s'')$. Consequentemente, não é verdade que todo $H \in \mathcal{K}$ é necessariamente uma união de elementos de \mathcal{C} e \mathcal{C}' .

Antes de considerarmos a propriedade de seletividade estimulatória da estrutura (f, f') , vamos ver o que se entende por um estímulo orientado. Seja A um subconjunto de P e \vec{w} um vetor em P . Diremos que as condições estimulatórias $s(t)$ têm orientação \vec{w} sobre A se e somente se, para todo $p \in A$, $s(t)|\{p'\} = s(t)|\{p''\}$ para quaisquer dois pontos $p', p'' \in A \cap L_{\vec{w}}(p)$, onde $L_{\vec{w}}(p)$ é uma reta na direção \vec{w} passando sobre o ponto p . Se s é tal que, para todo $t \in \mathbb{R}$, $s(t)$ satisfaz as condições acima, diremos que s é um estímulo com orientação \vec{w} sobre A .

Proposição 8. Se s é um estímulo com orientação \vec{v} sobre algum $H \in \mathcal{H}$ então $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s), \mathcal{F}'(s)) = \emptyset$.

Demonstração. Seja s' um estímulo orientado na direção \vec{v} sobre P , tal que, $s|_H = s'|_H$. Definindo-se $E = D \cup G$, onde $(D, G) \in \mathcal{C} \times \mathcal{C}'$, teremos que $T(E) \supset T(D)$, e portanto, E e $T(E)$ pertencem a \mathcal{C}' . Isto implica que $E' = E \cap T(E)$ também pertence a \mathcal{C}' . Da definição de s' segue que $s' = s'_T$. Assim, $s'|_{E'} = s'_T|_{E'}$, e conseqüentemente, $\mathcal{F}'(s') = \mathcal{F}'(s'_T)$. Da equivalência entre f e f' segue que $\mathcal{F}(s') = \mathcal{F}'(s')$. Portanto, $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s'), \mathcal{F}'(s')) = \emptyset$. Como s' é tal que, $s|_H = s'|_H$ para $H \in \mathcal{H}$, segue que $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s), \mathcal{F}'(s)) = \emptyset$, como queríamos demonstrar.

Para que $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}'(s)$, é suficiente que s tenha as mesmas características estimulatórias em relação as unidades f e f' . Por outro lado, $\mathcal{F}(s) = \mathcal{F}'(s)$ se e somente se $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s), \mathcal{F}'(s)) = \emptyset$. Portanto, a condição $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s), \mathcal{F}'(s)) = \emptyset$ não implica que s é um estímulo com orientação \vec{v} sobre algum $H \in \mathcal{H}$.

3 - APLICAÇÕES

O mecanismo de descarga de impulsos em uma célula neuronal é uma função do nível do potencial de membrana celular (Rodieck, 1973). Em células corticais, com a propriedade de orientação seletiva, este nível de potencial é regulado pela integração de efeitos excitatórios e inibitórios que atuam sobre a membrana celular através das sinapses (Creutzfeldt e Ito, 1968). Células do NGL atuam diretamente sobre células corticais através de impulsos monosinápticos excitatórios ou indiretamente, por meio de células intermediárias do córtex, através de impulsos disinápticos inibitórios (Toyama et al., 1974). De acordo com a estruturação básica que desenvolvemos no capítulo anterior, faremos as seguintes suposições com relação a uma célula cortical específica:

i. O mecanismo de descarga de impulsos da célula cortical está baseado em uma correlação entre os padrões de impulsos monosinápticos excitatórios e disinápticos inibitórios.

ii. Os impulsos monosinápticos excitatórios e disinápticos inibitórios provêm de duas células vizinhas do NGL, com as mesmas propriedades funcionais e campos receptivos com um deslocamento relativo.

Através destas suposições, associaremos à célula cortical uma estrutura do tipo (f, f') , na qual as componentes f e f' corresponderão às cé

lulas com impulsos monosinápticos excitatórios e disinápticos inibitórios, respectivamente. Também nos referiremos a estas células como as componentes excitatória e inibitória. Para fins de argumentação, usaremos as notações e especificações dadas no capítulo anterior, aplicadas a estas componentes.

Considerando-se que cada impulso deve ter um efeito pós-sináptico temporalmente limitado sobre a célula cortical, conclui-se que o período de integração dos efeitos excitatórios e inibitórios sobre a membrana celular também é temporalmente limitado (cf Creutzfeldt e Ito, 1968). Isto implica que, a cada instante t , existe um intervalo de tempo correspondente $\delta(t)$, tal que, somente os impulsos que tiverem chegado à célula cortical durante este intervalo, terão seus efeitos pós-sinápticos integrados de forma a influir no mecanismo de descarga de impulsos no instante t . Definiremos $\delta(t)$ como o período de integração dos efeitos pós-sinápticos no instante t . Assim, se para cada $r_X \in \mathcal{R}$, interpretarmos $t \in X$ como sendo o tempo de chegada do impulso correspondente à célula cortical, dadas duas respostas r_X e r_Y das componentes f e f' , respectivamente, somente os impulsos contidos nas restrições $r_X|_{\delta(t)}$ e $r_Y|_{\delta(t)}$, terão qualquer influência sobre o mecanismo de impulsos no instante t . Se $I \in \mathcal{D}(r_X, r_Y)$ é tal que $I \not\subset \delta(t)$ para todo $t \in \mathbb{R}$, então a dissimilaridade entre r_X e r_Y , correspondente a I , não terá influência sobre o mecanismo de impulsos em qualquer instante t . Portanto, concluímos que o período de integração $\delta(t)$ está associado com a resolução de dissimilaridades entre as respostas das componentes f e f' pela célula cortical.

A seguir, estabeleceremos uma correlação entre a atividade de impulsos da célula cortical e os padrões de impulsos das componentes f e f' . Células corticais do tipo simples não alteram a característica de seus padrões de impulsos espontâneos quando estimuladas com estímulos uniformes (Hubel e Wiesel, 1962). Para formalizar as condições estimulatórias correspondentes a esta estimulação, será suficiente definir s como um estímulo, tal que, para todo $t \in \mathbb{R}$, $s(t)$ é uniforme sobre H , para algum $H \in \mathcal{H}$. Definido

desta forma, s satisfaz a condição de estímulo orientado para qualquer direção, em particular, na direção \vec{v} . Pela proposição 8, segue que o conjunto $D(\mathcal{F}(s), \mathcal{F}'(s))$ é vazio. Assim, quaisquer que sejam as respostas das componentes f e f' ao estímulo s , não existirá dissimilaridades entre elas. Portanto, suporemos que na ausência de dissimilaridades entre as respostas das componentes f e f' , o padrão de descarga de impulsos da célula cortical terá a característica de atividade espontânea. Consequentemente, o aumento ou diminuição da frequência de impulsos desta célula, em relação a atividade espontânea, deverá estar associado com as dissimilaridades entre os padrões de impulsos das componentes f e f' . Vamos atribuir o aumento ou diminuição da frequência de impulsos a efeitos excitatórios ou inibitórios, respectivamente, sobre o mecanismo de descarga da célula. Então, se supusermos que adição de impulsos monossinápticos excitatórios ou dissinápticos inibitórios sobre padrões de impulsos similares resultam em efeitos excitatórios ou inibitórios sobre o mecanismo de descarga e que as dissimilaridades entre duas respostas se caracterizam por impulsos adicionais com relação a padrões de impulsos similares, poderemos concluir que o aumento ou diminuição da frequência de impulsos da célula cortical estão associados com as dissimilaridades dos padrões de impulsos das componentes f e f' , que forem resolvidas, de acordo com a frequência relativa de impulsos destas componentes.

Agora, com relação à intensidade das ações excitatórias e inibitórias das dissimilaridades sobre o mecanismo de impulsos, uma vez que cada dissimilaridade representa um par de padrões de impulsos que são apenas dissimilares, deveremos supor que toda dissimilaridade, independentemente de seu grau de dissimilaridade, exerce uma ação de mesma intensidade sobre este mecanismo. Entretanto, quanto maior for o grau de uma dissimilaridade, menor será o espaço de tempo para que esta dissimilaridade exerça sua ação. Consequentemente, será possível exercer um número maior de efeitos sobre o mecanismo de impulsos, durante um certo intervalo de tempo, quanto maior for o grau das dissimilaridades. Portanto, concluiremos que o grau de dissimilari

dade entre os padrões de impulsos das componentes f e f' está associado com a razão das alterações da descarga de impulsos, e consequentemente, com a amplitude da frequência de impulsos da célula cortical.

Devido a irregularidade dos padrões de impulsos, poderá ser difícil detectar, em uma única resposta, as características dos padrões de impulsos que são função das condições estimuladoras. Para superar esta dificuldade, a técnica usada em neurofisiologia consiste na elaboração de histogramas (Gerstein, 1960). Um histograma é elaborado a partir das respostas de uma série finita de repetições do mesmo estímulo e representa a frequência média de impulsos das respostas componentes, durante cada intervalo de tempo em que é subdividido. No caso da atividade espontânea ou de repouso, que se caracteriza por padrões de impulsos aleatórios (Barlow e Levick, 1969), o gráfico de frequência de impulsos do histograma apresenta as mesmas características durante os períodos correspondentes a esta atividade. Isto porque, padrões aleatórios não contribuem consistentemente quando combinados em um histograma. Por outro lado, as características dos padrões de impulsos, que são consistentes entre si, contribuem cumulativamente. Assim, excitações e inibições da descarga de impulsos de uma célula, que são consequências das condições estimuladoras, resultam em um aumento ou diminuição, respectivamente, da amplitude da frequência de impulsos dada pelo histograma, em relação a frequência da atividade de repouso.

A partir das considerações que fizemos nos parágrafos acima, desenvolveremos o seguinte método para especificar as características gerais do histograma da célula cortical através dos histogramas das componentes f e f' . Sejam H_1 e H_2 os histogramas das respostas de f e f' , respectivamente. Como a amplitude do gráfico de um histograma, sobre cada uma das suas subdivisões, representa a frequência média de impulsos das respostas componentes durante o intervalo correspondente, com a sobreposição de H_1 e H_2 obteremos uma estimativa da frequência relativa dos padrões de impulsos entre as res-

postas de f e f' . Vamos então, atribuir as diferenças entre os gráficos de H_1 e H_2 às dissimilaridades entre as respostas que compõem estes histogramas. Desta forma, o gráfico da diferença entre H_1 e H_2 poderá ser interpretado como o gráfico das dissimilaridades entre as respostas de f e f' . Agora, considerando-se os efeitos dos impulsos das componentes f e f' sobre a célula cortical, períodos em que a amplitude do gráfico de H_1 for caracterizadamente maior do que a de H_2 , representarão períodos de efeitos excitatórios sobre o mecanismo de impulsos desta célula, caso contrário, representarão períodos de efeitos inibitórios. Além disso, a amplitude da diferença entre estes gráficos pode ser interpretada como uma medida do grau das dissimilaridades entre as respostas que compõem H_1 e H_2 . Assim, quanto maior for esta diferença maior será o efeito excitatório ou inibitório dos períodos correspondentes. Consequentemente, a amplitude do gráfico da diferença entre H_1 e H_2 deverá estar associada com a amplitude da frequência de impulsos do histograma da célula cortical. Portanto, através da soma algébrica dos gráficos de H_1 e H_2 , deveremos obter uma caracterização do perfil do histograma da célula cortical sob as mesmas condições estimulatórias. Na prática, a aplicação deste método possui certas restrições, uma vez que os histogramas obtidos experimentalmente não satisfazem necessariamente às condições de estruturação implícitas neste método. Entretanto, é possível encontrar algumas situações bastante favoráveis.

Para as aplicações abaixo, faremos uso dos diagramas dados na figura 3. Estes diagramas são esquematizações dos perfis de histogramas da célula cortical do tipo simples com relação aos estímulos mostrados acima dos diagramas. Os estímulos, consistem em barras luminosas movidas sobre o campo receptivo destas células, localizadas pelos círculos, na direção e sentido indicados pelos vetores. Embora o método que desenvolvemos diga respeito a células do NGL, o fato de usarmos células ganglionares não implicará em alterações significativas no resultado deste método. Isto porque, histogramas de células da retina e do NGL, com as mesmas propriedades funcionais, pos-

suas características similares sob condições estimulatórias equivalentes. Além disto, via de regra, a projeção celular da retina sobre o NGL é tal que,

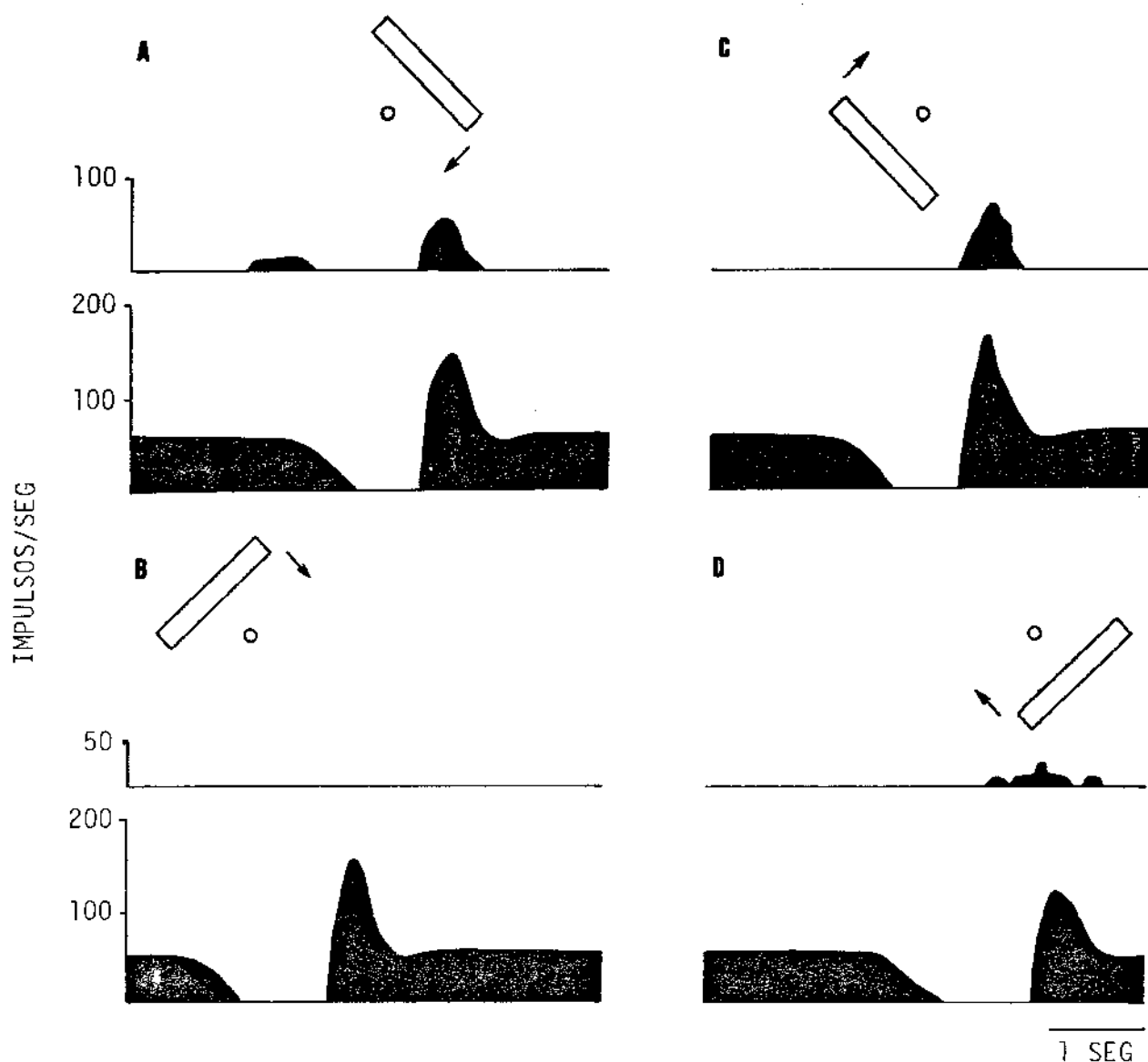


FIGURA 3. **A-D** Diagramas esquemáticos dos histogramas de uma célula cortical (Diagramas superiores) e de uma célula ganglionar (Diagramas inferiores) com respostas aos movimentos de uma barra luminosa sobre seus campos receptivos. A direção dos movimentos em **A** e **C** é perpendicular a dos movimentos em **B** e **D**. [Baseado na figura 2 de Lee et al. (1977)]

apenas células com as mesmas propriedades funcionais estão ligadas sinapticamente. Em geral, três (± 2) células ganglionares convergem sobre cada célula do NGL (Cleland et al., 1971). Por outro lado, estes histogramas são particularmente apropriados para aplicar o método considerando-se que 63% dos impulsos

dos da célula cortical podem ser associados a impulsos da célula ganglionar. Antes de passarmos às aplicações faremos algumas considerações teóricas.

Definiremos por $s_{\vec{w}}$ o estímulo que descreve uma barra luminosa deslocando-se sobre P com velocidade \vec{w} . Durante um intervalo $I_{\vec{w}}$ a barra atravessa um domínio de influência limitado H da estrutura (f, f') . Vamos supor que o comprimento desta barra é suficientemente grande para que $s_{\vec{w}}$ satisfaça as condições de um estímulo orientado sobre H . A orientação da barra é perpendicular ao vetor \vec{w} . Agora, seja $\Delta t = |\vec{v}| |\vec{w}| \cos(\theta)$, onde θ é o ângulo do vetor \vec{w} em relação a \vec{v} . Se supusermos, sem perda de generalidade, que $H = D \cup T(D)$ para $D \in \mathcal{C}$, então as restrições $s_{\vec{w}}|_D$ e $s_{\vec{w}}|_{T(D)}$ são tais que, para todo $t \in \mathbb{R}$, $s_{\vec{w}}(t)|_D = s_{\vec{w}}(t + \Delta t)|_{T(D)}$ (Observe que estamos usando a componente f como referência). Em outras palavras, o estímulo $s_{\vec{w}}$ representa as mesmas condições estimulatórias em relação as componentes f e f' a menos de uma defasagem temporal Δt . Consequentemente, o conjunto de respostas possíveis destas componentes, $\mathcal{F}(s_{\vec{w}})$ e $\mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$, são tais que, para todo $r_X \in \mathcal{R}$, $r_X \in \mathcal{F}(s_{\vec{w}})$ se e somente se existe $r_Y \in \mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$ satisfazendo a condição $r_X(t) = r_Y(t + \Delta t)$ para todo $t \in \mathbb{R}$. Ou seja, as respostas em $\mathcal{F}(s_{\vec{w}})$ e $\mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$ são as mesmas a menos de uma defasagem Δt . Nestas condições, poderemos supor que os histogramas H_1 e H_2 , correspondentes aos conjuntos de respostas $\mathcal{F}(s_{\vec{w}})$ e $\mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$, respectivamente, são idênticos a menos de uma defasagem Δt . H_2 estará deslocado à direita ou esquerda de H_1 , conforme Δt for maior ou menor do que zero. Se θ for igual a 90° ou -90° então $\Delta t = 0$. Nestes casos, $\mathcal{F}(s_{\vec{w}}) = \mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$ e portanto $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s_{\vec{w}}), \mathcal{F}'(s_{\vec{w}})) = \emptyset$. Este resultado também pode ser obtido usando-se a proposição 8, uma vez que para aqueles valores de θ , $s_{\vec{w}}$ satisfaz a condição de estímulo com orientação \vec{v} sobre H . Naturalmente que para $\Delta t = 0$ os gráficos de H_1 e H_2 coincidem, e portanto, o gráfico da diferença é nulo. Assim, para estes casos o histograma da célula cortical será caracterizado por uma atividade de repouso, o que está de acordo com a interpretação de $\mathcal{D}(\mathcal{F}(s_{\vec{w}}), \mathcal{F}'(s_{\vec{w}})) = \emptyset$. Por outro lado, a defasagem entre as respostas de $\mathcal{F}(s_{\vec{w}})$ e $\mathcal{F}'(s_{\vec{w}})$ será máxima quando $\theta = 0^\circ$ ou 180° . Nestes casos, a

direção de movimento da barra está na direção do deslocamento entre os campos receptivos das componentes f e f' . Dado que \vec{w} é constante para todo \vec{v} , as defasagens estarão entre os extremos $-\|\vec{w}\|\|\vec{v}\|$ e $\|\vec{w}\|\|\vec{v}\|$. Nas considerações que se seguirão, denominaremos a amplitude máxima do gráfico de um histograma por amplitude do histograma.

Especificamente, uma célula cortical com orientação seletiva, se caracteriza pela existência de um ou dois picos no gráfico da amplitude do histograma em função do vetor deslocamento da barra. No caso de dois picos com pontos de máximo bem caracterizados, os vetores correspondentes às amplitudes máximas destes picos formam um ângulo de 180° entre si. Vamos denominar estes vetores de vetores de máximo. A largura de cada pico, há $1/2$ do valor da amplitude máxima, pode variar entre $\pm 10^\circ$ e $\pm 50^\circ$ em torno do vetor de máximo. Para vetores por volta de 90° em relação aos vetores de máximo, os histogramas representam a atividade de repouso da célula cortical (Campbell et al., 1968). Agora, fazendo-se a suposição de que, para qualquer direção e sentido do movimento da barra, o histograma da componente f é o mesmo, podemos demonstrar que os vetores de máximo coincidem com os vetores para os quais a defasagem Δt é máxima. Em vista da suposição e do fato que $\cos(\theta) = \cos(-\theta)$, se \vec{w}' e \vec{w}'' são dois vetores formando ângulos θ' e $\theta'' = -\theta'$ em relação a \vec{v} então os gráficos das diferenças entre os histogramas das componentes f e f' , correspondentes aos estímulos $s_{\vec{w}'}$ e $s_{\vec{w}''}$, são idênticos. Então, considerando-se que a amplitude máxima do gráfico da diferença está associada à amplitude do histograma da célula cortical sob as mesmas condições estimulatórias, se \vec{w}' é um vetor de máximo e $\theta' \neq 0^\circ$ ou 180° , então \vec{w}'' também é um vetor de máximo e forma um ângulo de $2\theta'$ ou $360^\circ - 2\theta'$ com \vec{w}' . Entretanto, o ângulo entre vetores de máximo é de 180° , e portanto, devemos ter $\theta' = 90^\circ$ ou -90° . Mas, para estes casos $\Delta t = 0$, e consequentemente, o histograma correspondente a $s_{\vec{w}'}$, representa a atividade de repouso da célula cortical. Concluímos que, se \vec{w} corresponde a um vetor de máximo então seu ângulo com o vetor \vec{v} é de 0° ou 180° . Com relação à suposição acima, observaremos que, em geral,

células do NGL possuem campos receptivos com simetria radial (Bullier et al., 1982). Isto garante uma aproximação razoável desta suposição. A seguir, mostraremos que as propriedades da célula cortical, na figura 3, podem ser explicadas a partir das condições de estruturação postuladas no início deste capítulo. Especificamente, mostraremos que os campos receptivos das componentes desta estruturação estão dispostos conforme a figura 4D. Neste esquema, está representado o deslocamento do campo receptivo da componente inibitória em relação ao da componente excitatória. O vetor \vec{v} corresponde à direção ascendente do movimento da barra na figura 3C. Uma vez que a célula ganglionar está ligada excitatoriamente à célula cortical, atribuiremos seus diagramas a componente excitatória da estruturação, e de acordo com as considerações teóricas, suporemos que, para cada estímulo da figura 3, os diagramas das componentes são idênticos a menos de uma defasagem.

Como a direção dos movimentos da barra, nas figuras 3A e C, corresponde a direção para a qual as amplitudes dos histogramas atingem seus máximos, a direção do deslocamento deve coincidir com esta direção. Agora, supondo-se que o sentido deste deslocamento é o de \vec{v} , no caso em que o movimento da barra é no sentido contrário, a defasagem do histograma da componente inibitória em relação ao da componente excitatória deverá ser negativa. Assim, na figura 4A, o diagrama deslocado para esquerda representa os efeitos inibitórios sobre a célula cortical. Por outro lado, quando o sentido do movimento da barra coincide com o sentido de \vec{v} , a defasagem será positiva. Portanto, na figura 4E, o diagrama da componente inibitória está deslocado para a direita. Abaixo, nas figuras 4B e F, estão mostrados os gráficos das diferenças entre os diagramas correspondentes. As partes positivas dos gráficos representam períodos excitatórios sobre a célula cortical, enquanto que as negativas representam períodos inibitórios. Para comparação, as figuras 4C e G reproduzem os diagramas da célula cortical das figuras 3A e C. Como pode ser visto, existe uma estreita correlação entre os gráficos das diferenças e estes diagramas. As discrepâncias podem ser atribuídas a pelo menos dois fato

5503/BC

res: Prováveis simplificações do método de caracterização do histograma da célula cortical e a desvios da estruturação neuronal em relação às suposições do modelo estrutural proposto. Naturalmente que as partes negativas dos

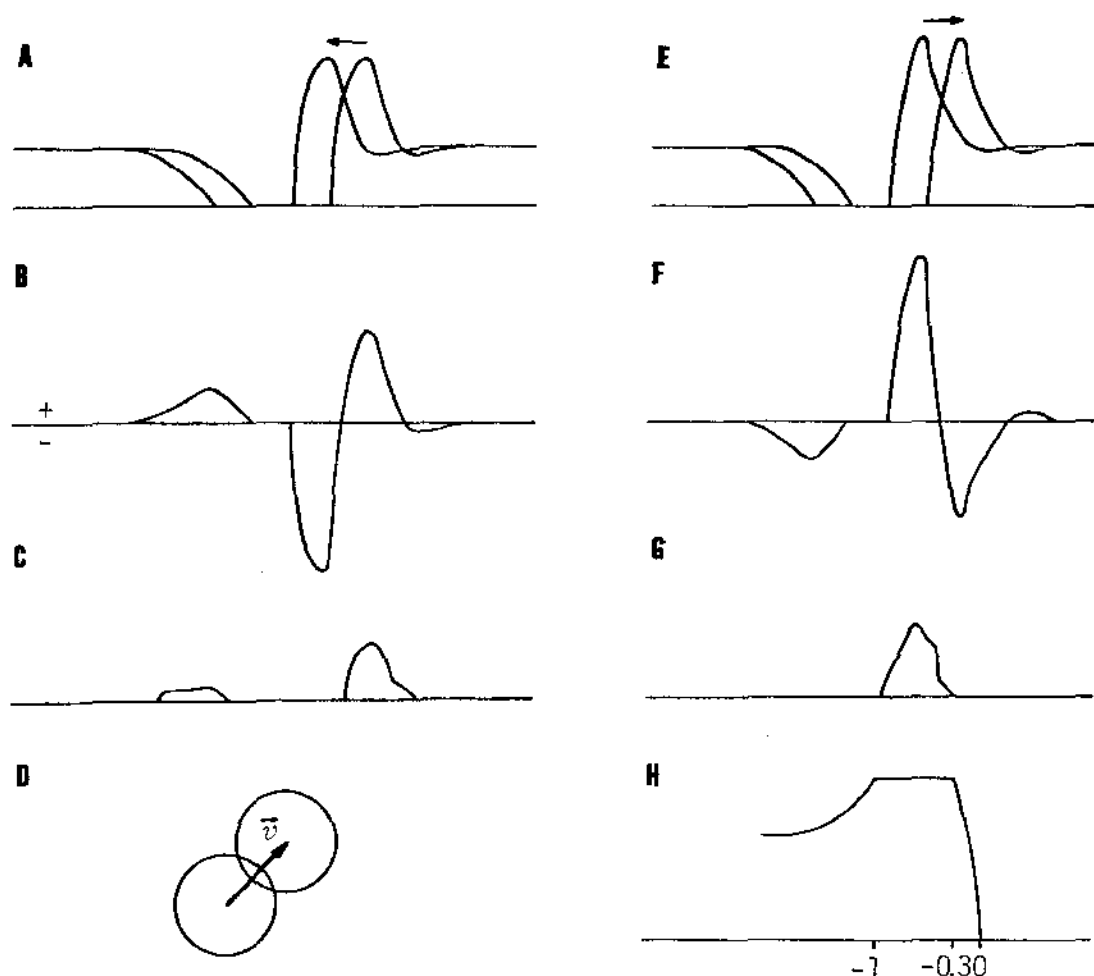


FIGURA 4. Aplicação do método de caracterização de histogramas. **A** Perfis do diagrama da célula ganglionar da figura 3A deslocados de 0,4 s. **E** O mesmo com relação a figura 3C. **B** e **F** Gráficos das diferenças entre os perfis em **A** e **E**, respectivamente. Os perfis deslocados no sentido da seta contribuem negativamente para o gráfico das diferenças. **C** e **G** Perfis dos diagramas da célula cortical das figuras 3A e C. **D** Esquema do deslocamento do campo receptivo da componente inibitória em relação ao da componente excitatória. As defasagens em **A** e **E** foram obtidas a partir deste esquema para movimentos da barra nos sentidos ascendente e descendente, respectivamente, na direção do deslocamento. **H** Gráfico da amplitude positiva máxima do gráfico da diferença entre os perfis em **E** para Δt variando entre -2 e 0 segundos.

gráficos das diferenças podem corresponder no mínimo com períodos de frequência de impulsos zero. As defasagens usadas nas figuras 4A e E são de 0,4 s em módulo e representam as melhores aproximações dos gráficos das diferenças aos diagramas. Se tivéssemos optado por um deslocamento no sentido contrário a \vec{v} , teríamos obtido gráficos inversos e deslocados de 0,4 s para a direita e esquerda em relação aos da figura 4B e F, respectivamente. Portanto, o vetor \vec{v} especifica o deslocamento dos campos receptivos das células componentes do modelo estrutural. Agora, como $\Delta t = 0$ para movimentos da barra na direção perpendicular a \vec{v} , os gráficos das diferenças são nulos para ambos os sentidos de movimento nesta direção. Isto representa uma caracterização razoável dos diagramas correspondentes das figuras 3B e D. A pequena elevação da frequência de impulsos da célula cortical na figura 3D, durante a passagem da barra sobre seu campo receptivo, provavelmente está associada ao segundo dos fatores mencionados acima.

Na figura 4H está representado o gráfico da amplitude positiva máxima da diferença entre os diagramas na figura 4E para Δt variando entre -2 e 0 segundos. Através deste gráfico, podemos ver que se a defasagem máxima negativa for maior ou igual a -1 s, ela corresponderá a um máximo da amplitude do histograma. Neste caso, o pico do gráfico da amplitude do histograma em função do vetor deslocamento da barra estará distribuído simetricamente em torno do vetor na direção e sentido de \vec{v} . Considerando-se a defasagem usada na figura 4 e os dados relativos a excentricidade do campo receptivo da célula cortical e velocidade da barra, podemos estimar que, em termos de ângulos visuais, os centros dos campos receptivos das células componentes possuem aproximadamente 0,6° de diâmetro e estão deslocados de 0,5° entre si.

Baseado nos resultados obtidos nas aplicações acima, concluímos que as propriedades funcionais do modelo estrutural proposto, corresponde a uma célula cortical do tipo simples, sem seletividade quanto ao sentido do movimento da barra. Devido a simplicidade do modelo, estas células devem repre-

sentar o tipo funcional mais geral. Outros tipos funcionais de células corticais com orientação seletiva, que recebem projeções diretas do NGL, deverão ser obtidos a partir deste modelo estrutural básico através de condições estruturais adicionais.

4 - DISCUSSÃO

Embora, as condições *i* e *ii* do modelo proposto no capítulo 3 tenham sido aplicadas sobre uma célula de tipo funcional específico, estas condições devem representar as condições básicas para a orientação seletiva nas áreas do córtex visual que recebem projeções do NGL. Através de uma extensão do desenvolvimento formal do capítulo 2, deverá ser possível demonstrar que a estruturação do tipo (f, f') é uma condição suficiente para a propriedade de orientação seletiva. Isto está parcialmente demonstrado na secção 2.3 através da proposição 8. Quanto as condições estruturais do modelo proposto, recentemente foi mostrado (Shiller, 1982) que a propriedade de orientação seletiva esta condicionada a células do mesmo tipo funcional. A condição de equivalência, definida na secção 2.3, entre as componentes estruturais poderá ser aproximadamente satisfeita por células vizinhas do NGL. Na retina, é possível constatar uma tendência para a uniformidade das características dos campos receptivos de células de mesma classe funcional, localizadas em uma área restrita (De Monasterio e Gouras, 1975; Levick e Thibos, 1982; Peichel e Wässle, 1979). Obviamente que as condições formais de estruturação introduzidas no capítulo 2 não precisam ser satisfeitas estritamente para a aplicabilidade do modelo. Como já observamos, desvios em relação a estas condições implicarão em desvios com relação as propriedades funcionais dedutíveis des-

te modelo. Por outro lado, quanto aos efeitos inibitórios intracorticais, Silito et al. (1980) mostraram que o bloqueio destas inibições resulta no desaparecimento da propriedade de orientação seletiva das células corticais. Entretanto, a presença de células corticais mediando os efeitos inibitórios, implica em um atraso dos impulsos da componente inibitória da ordem de 1 ms (Toyama et al., 1974), e provavelmente, uma distorção de seus padrões de impulsos. Portanto, será mais adequado pensar na seletividade da orientação estimulatória em termos de uma unidade cortical, envolvendo mais de uma célula, e da correlação de impulsos de componentes estruturais do NGL. Dentro desta concepção é perfeitamente possível a sobreposição de estruturas celulares de tipos funcionais diferentes, associados a mesma unidade cortical. Além disto, não deverá ser difícil uma generalização do modelo estrutural, em que cada componente é formada por um conjunto de células do mesmo tipo funcional. Entretanto, considerando-se que o número de células do NGL que convergem sobre uma célula cortical pode ser de apenas duas (Creutzfeldt e Ito, 1968; Bullier et al., 1982), o modelo do capítulo 3 deverá ser representativo de uma porcentagem das células corticais simples, particularmente na região do córtex que corresponde à área do campo visual de maior acuidade.

5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barlow, H. B. The physical limits of visual discrimination. In Photophysiology, vol. 2, ed. Giese W., pp. 163-202. New York, Academic Press Inc., 1964.
- Barlow, H. B. & Levick, W. R. Changes in the maintained discharge with adaptation level in the cat retina. J. Physiol. 202, 699-718, 1969.
- Bishop, P. O., Coombs, J. S. & Henry, G. H. Responses to visual contours: Spatial-temporal aspects of excitation in the receptive fields of simple striate neurons. J. Physiol. 219, 625-657, 1971.
- Bullier, J., Mustari, M. J. & Henry, G. H. Receptive-field transformations between LGN neurons and S-cells of cat striate cortex. J. Neurophysiol. 47, 417-438, 1982.
- Campbell, F. W., Cleland, B. G., Cooper, G. F. & Enroth-Cugell, C. The angular selectivity of visual cortical cells to moving gratings. J. Physiol. 198, 237-250, 1968.
- Cleland, B. G., Dubin, M. W. & Levick, W. R. Sustained and transient neurons in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. J. Physiol. 217, 473-496, 1971.

- Creutzfeldt, O. & Ito, M. Functional synaptic organization of primary visual cortical neuron in the cat. Exp. Brain Res. 6, 324-352, 1968.
- Daniel, P. M. & Whitteridge, D. The representation of visual field on the cerebral cortex in monkeys. J. Physiol. 159, 203-221, 1961.
- De Monasterio, F. M. & Gouras, P. Functional properties of ganglion cells of the Rhesus monkey retina. J. Physiol. 251, 167-195, 1975.
- Derrington, M. A., Lennie, P. & Wright, M. J. The mechanism of peripherally evoked responses of retinal ganglion cells. J. Physiol. 289, 299-310, 1979.
- Dreher, B., Fukuda, Y. & Rodieck, R. W. Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates. J. Physiol. 258, 433-452, 1976.
- Gerstein, L. G. Analysis of firing patterns in single neurons. Science 131, 1811-1812, 1960.
- Henry, G. H., Bishop, P. O., Tupper, R. M. & Dreher, B. Orientation specificity and response variability of cells in the striate cortex. Vision Res. 13, 1771-1779, 1973.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. J. Physiol. 148, 574-591, 1959.
- _____. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. J. Physiol. 160, 106-154, 1962.
- Kuffler, S. W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol. 16, 37-68, 1953.
- Lee, B. B., Cleland, B. G. & Creutzfeldt, O. The retinal input to cells in area 17 of the cat's cortex. Exp. Brain Res. 30, 527-538, 1977.

- Levick, W. R. & Thibos, L. N. Analysis of orientation bias in cat retina. J. Physiol. 329, 243-261, 1982.
- Levick, W. R. & Zacks, J. L. Responses of cat ganglion cells to brief flashes of light. J. Physiol. 206, 677-700, 1970.
- Marr, D. & Hildreth, E. Theory of edge detection. Proc. R. Soc. Lond. B 204, 301-328, 1980.
- Marroco, R. T. Sustained and transient cells in monkey lateral geniculate nucleus: Conduction velocities and responses properties. J. Neurophysiol. 39, 340-353, 1976.
- Peichel, L. & Wässle, H. Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive field in the cat retina. J. Physiol. 291, 117-141, 1979.
- Rodieck, R. W. The vertebrate retina. Chicago, Freeman, 1973.
- Sanderson, K. J. The projection of the visual field to lateral geniculate and medial interlaminar nuclei in cat. J. Comp. Neurol. 143, 101-118, 1971.
- Shiller, P. H. Central connection of the retinal On and OFF pathways. Nature 297, 580-583, 1982.
- Shiller, P. H., Finlay, B. L. & Volman, S. F. Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. II. Orientation specificity and ocular dominance. J. Neurophysiol. 39, 1320-1333, 1976.
- Silito, A. M., Kemp, J. A., Milson, J. A. & Brardi, N. A re-evaluation of the mechanisms underlying simple cell orientation selectivity. Brain Res. 194, 517-520, 1980.
- Stevens, J. K. & Gerstain, G. L. Spatiotemporal organization of cat lateral geniculate receptive fields. J. Neurophysiol. 39, 213-238, 1976.

Toyama, K., Matsunami, K., Ohno, T. & Takashiki, S. An intracellular study of neuronal organization in the visual cortex. Exp. Brain Res. 21, 45-66, 1974.

Wiesel, T. N. & Hubel, D. H. Spatial chromatic interactions in the lateral geniculate body of the Rhesus monkey. J. Neurophysiol. 29, 1115-1156, 1966.